BONNER
ZOOLOGISCHE BEITRÄGE

Heft 1—2 Jahrgang 4 1953

Zur Populationsdynamik der Kleinnager in den Tropen und ihre Ursachen

Von

HELMUTH O. WAGNER, Übersee-Museum Bremen

Die Frage nach den Ursachen des Massenwechsels bei Säugetieren ist in den letzten Jahrzehnten wiederholt ohne befriedigende Lösung diskutiert worden. Bei ganzheitlicher Betrachtungsweise erkennen wir, daß unser Wissen um die bestimmenden Hauptfaktoren und ihre jeweilige Kombination noch sehr im argen liegt.

Teilausschnitte aus dem Gesamtkomplex werden uns heute beschäftigen. Es sind die Ursachen des Populationsdruckes innerhalb eines Gebietes, Beobachtungen über den Zusammenbruch von Populationen und die grundlegende Bedeutung der Art der Fortbewegung für das Gesamtproblem. In einer späteren Veröffentlichung werden an Beispielen aus den Tropen die unerläßlichen Voraussetzungen jeder Arbeit über die Bevölkerungslehre wie die einzelnen Typen des Massenauftretens und der Begriff der absoluten Besetzung einer Flächeneinheit besprochen werden.

Zu den hier mitgeteilten Erkenntnissen gelangte ich während langjähriger Aufenthalte in der Zone zwischen den Wendekreisen. Unser bisheriges Wissen beschränkt sich auf die Verhältnisse in den gemäßigten nördlichen und arktischen Gebieten. Da mit zunehmender Entfernung vom Pol Bestandesschwankungen unter natürlichen Bedingungen weniger ausgeprägt sind, erschien es ungewiß, ob diese Erscheinung in den Tropen überhaupt vorkommt. Tatsächlich besteht in den heißen Landstrichen eine Populationsdynamik von ähnlicher Intensität, wenn auch als Folge des allgemein dichteren Nebeneinanders der verschiedenen Biotoptypen nicht gleich weitflächige Gebiete befallen werden, wodurch der Wechsel weniger augenfällig bleibt.

Ehe wir den Voraussetzungen nachspüren wollen, welche die überdurchschnittliche Populationsdichte einer Art mittels ortsgebundener Zeugungskraft herbeiführen, sei einiges allgemein über den Vermehrungs- und Vernichtungsquotienten gesagt.

Es ist eine Erfahrungstatsache, daß die durchschnittliche Wurfgröße innerhalb einer Art nach Ort oder Jahreszeit verschieden ist. Bei Vögeln (Greifvögeln und Eulen), Insekten und Wirbellosen ist eine solche Abhängigkeit des Vermehrungspotentials von biotischen und abiotischen Umweltfaktoren in nicht wenigen Fällen überzeugend nachgewiesen. Eine experimentelle Erfassung der Ursachen bei Ratten ist nach Niethammer (1952) von Calhoun (1949) durchgeführt worden. Entsprechende Versuche unter weitmöglichster Analysierung der bestimmenden Umweltfaktoren sind zur Zeit im Bremer Übersee-Museum mit Unterstützung der Deutschen Forschungsgemeinschaft eingeleitet. Der Anlaß hierzu war die Feststellung. daß in Mexico nach überraschendem Einsetzen ungünstiger Lebensumstände über 50% der trächtigen Weibchen bis zu fast voll entwickelte

Embryonen im Resorptionszustand enthalten können (über 700 Untersuchungen). Die Zeugungskraft einer Art ist demnach nicht konstant, sondern kann von Generation zu Generation, ebenso wie in den verschiedenen Landstrichen eines weiten Raumes Unterschiede aufweisen, welche im Extrem bis zur Aufgabe einer oder selbst mehrerer Fortpflanzungsperioden führen. Ein völliger Ausfall ist mir nur vom Grönländischen Hermelin und Fuchs bekannt (Pedersen 1930). Vermutlich ist diese Erscheinung jedoch bei Säugetieren nicht seltener als in der Vogelwelt der Arktis, sowie arider und semiarider Landstriche (D. L. Serventy and H. M. Whittel 1948, Hoesch 1934 und 1936, Wagner u. Stresemann 1950 u. a.).

Eine gleiche Abhängigkeit von Umweltfaktoren gilt für die Verteilung der Sterblichkeitsrate auf die einzelnen Altersstufen. Die jeweiligen örtlichen Verhältnisse bestimmen den Prozentsatz, welcher dem Umweltwiderstand zum Opfer fällt. Von entscheidender Bedeutung ist hierbei, daß nicht immer alle Tiere, die das Zeugungsalter erreichen, zur Paarung gelangen. Der Fortpflanzungstrieb kommt bei allen denen nicht zur Auslösung, die keinen Ort finden, der den in diesem Lebensabschnitt geforderten Verhältnissen entspricht. Dieser allgemeine Überschuß an geschlechtsreifen Tieren bildet einen Sicherheitskomponenten, der nur im Bedarfsfalle eingesetzt wird. Ohne diesen wäre die rasche Auffüllung eines Bestandes nach Katastrophen zur normalen Populationsdichte (Kendeigh 1937, Alexander 1951 u. a.) nicht denkbar. Es ist auch die Ursache, daß es in neu besiedelten Landstrichen schon nach einer geringen Anzahl von Generationen zu Kalamitäten kommen kann wie beim Edelhirsch, der Gemse und anderem Schalwild in Neuseeland (A.H. Clark 1949). Das Biologische Gleichgewicht in der Natur läßt sich nicht als Binsenweisheit abtun (Lack 1942), sondern ist eines der kompliziertesten und undurchsichtigsten Probleme der Biologie überhaupt (F. S. Bodenheimer 1938, H. Dotterweich 1940).

In seiner letzten Arbeit (1952) glaubt Stein in einer überdurchschnittlichen Zeugungskraft die Ursachen der anomalen Vermehrung gefunden zu haben. Dieser Auffassung kann ich nicht beipflichten. Eine gesteigerte Vermehrungsenergie kann die Anlaufzeit zum Maximum der Populationsdichte verkürzen, ohne jedoch ein grundsätzlich entscheidender Faktor zu sein. In Mexico kommt es bei Eichhörnchen, Kaninchen und Hasen mit vielfach nur 2 Jungen in der alljährlichen kurzen Regen- resp. Trockenzeit zu einer Bevölkerungsbewegung, die zu einer überdurchschnittlichen Wohndichte führen kann. So herrschte in der Umgebung von Jaumave/Tamaulipas 1945 eine Kaninchenplage (*Sylvilagus floridanus* Allen), welche bei meinem nächsten Besuch 1947 zusammengebrochen war. Die Häufigkeit des Eichhörnchens (*Sciurus deppei* Peters) in den immerfeuchten Nebelwäldern der Sierra Madre de Chiapas zeigte an Orten, wo die

Indianer sie nicht verfolgten, zwischen 1933 und 1950 beträchtliche Schwankungen. Die Zwergmaus (*Baiomys taylori analogus* Osgood) hat im zentralen Hochland von Mexico bei mehreren Geschlechtsfolgen im Jahr, zwei Embryonen. Trotzdem traf ich mehrfach eine zeitweilig starke Übervölkerung auf engbegrenztem Raume an. Relativ geringe Vermehrungsziffern schließen demnach eine bedeutende Bewegung der Individuenzahl pro Flächeneinheit nicht aus. Quantität und Qualität der Nahrung sind mit von entscheidender Bedeutung für die jeweilige Vermehrungsziffer. Da diese jedoch für die Wohndichte nicht von grundsätzlicher Entscheidung ist, können wir sie entgegen der Auffassung von Stein (1952) unberücksichtigt lassen.

Machen wir doch einmal den Versuch, einer Lösung näher zu kommen, indem wir nach den Gründen fragen, warum viele Arten mancherorts auch in ökologisch offenbar günstigen Gebieten keinen Massenwechsel zeigen. Auf diesem Wege erkennen wir deutlicher, welche Einstellung im Zusammenwirken mehrerer Komponenten darüber entscheidet, ob der absolute Populationsbestand mit den jahreszeitlich bedingten Schwankungen sich hält oder zeitweilig überschritten wird. Betrachten wir das Problem unter diesem Gesichtspunkt, so erkennen wir, daß die Wohndichte durch ein Zusammenspiel mehrerer Faktoren bestimmt wird. Unter ihnen dominiert die im Jahresablauf sich ändernde ökologische Valenz des Individuums in Wechselwirkung mit dem Grad der Gegensätzlichkeit zwischen dem arttypischen und dem dieses umgebenden Biotop. Beide Faktoren regulieren den Populationsdruck, der bei dem uns heute interessierenden Teil des Massenwechsels eine entscheidende Rolle spielt. Analysieren wir erst einmal kurz das Gesagte, damit kein Mißverständnis entsteht.

Der jeweilige physiologische Zustand bestimmt die ökologische Valenz des Individuums. Zur Fortpflanzungszeit ist diese am engsten, d. h. ein Weibchen kommt nur unter optimalen Lebensbedingungen in die Brunst, während die Männchen weniger spezielle Anforderungen stellen, um begattungsbereit zu sein. Daß bei Kleinsäugern in Zentral-Amerika hierbei die Umweltverhältnisse einen etwaigen inneren Rhythmus der Paarungszeit überdecken können, konnte ich immer wieder feststellen. Die Ausweitung der Reaktionsbreite außerhalb der Fortpflanzungszeit ermöglicht es vor allem den von ihren Eltern aus dem Revier verdrängten, selbständig gewordenen Jungtieren, Biotope auf der Suche nach neuem, zusagendem Lebensraum zu durchwandern, in denen sie weder einen festen Wohnsitz aufschlagen, noch viel weniger Nachkommen zeugen können. Die Besiedelung von neu entstandenem oder durch ungünstige Umwelteinflüsse zeitweilig verlorengegangenem Lebensraum, erfolgt vielfach durch solche stromernden Tiere. Nur so kann ich mir den häufigen Fang von Einzeltieren einer Art in einer Umgebung erklären, in welche sie

gar nicht hineinpassen. Fast stets waren es Jungtiere, die mir während meiner langjährigen Sammeltätigkeit an artfremden Orten in die Fallen gingen. So sammelte ich Reisratten (*Oryzomys couesi* Alston), eine Bewohnerin von Sumpfland: im Kiefernwald mit fußhohem Grasunterwuchs, Dornenbackentaschenmäuse (*Liomys irroratus pullus* Hooper), die in der Nähe der Hauptstadt Mexico in semiariden Landstrichen leben: im Tannen-Laubwald oder eine Felsenmaus (*Peromyscus difficilis* Allen), Bewohnerin des feuchten Nadelwaldes: im Grasbuschstreifen zwischen Maisfeldern. Diese Beispiele, die keine Ausnahmen sind, mögen genügen, um zu zeigen, daß die Schwankungen des physiologischen Zustandes mit ihrer verengten, resp. ausgeweiteten ökologischen Valenz, das einmal wandernde Individuum nicht zur Ruhe kommen lassen, bis es ein seinen momentanen Ansprüchen entsprechendes, in allem zusagendes Biotop gefunden hat. Die Pendelwanderungen von Großsäugern, wie Bisons, Karibus, ebenso der Wale und Robben, werden wahrscheinlich in ähnlicher Weise wesentlich mit durch eine Umstellung ihres physiologischen Zustandes und eine damit verbundene Änderung ihrer Reaktionsbreite bestimmt. Diese kann ohne sichtbaren Anlaß eine Suche nach Verhältnissen zur Folge haben, welche besser die zur Zeit verlangten Ansprüche erfüllen als die, in denen sie sich aufhalten. Ähnliche Gründe hindern ja auch die Zugvögel, trotz bester Ernährungsverhältnisse in ihren Winterquartieren zu brüten und sich somit dort auf die Dauer niederzulassen.

Als weitere entscheidende Teilkraft nannten wir den Grad der Charakterunterschiede zwischen dem Lebensraum einer Art und dem umgebenden Biotop. Die Zusammenhänge und die daraus resultierende überragende Bedeutung dieses Faktors lassen sich in den Tropen klarer erkennen als in den arktischen und gemäßigten Zonen, in denen oft über weite Strecken die gleichen oder doch ähnlichen Lebensverhältnisse herrschen. In warmen Ländern liegen nicht selten die verschiedensten Biotoptypen ohne Übergang nebeneinander oder bilden auch Oasen inmitten einer fremden Umgebung. So findet man etwa eine versumpfte Quelle im trokkenen Kiefernwald, einen Fleck tropischen, immergrünen Waldes an einem Ort mit hohem Grundwasserspiegel in der Savanne, oder man sieht den Unterschied zwischen dem den Fluß einrahmenden Galeriewald und den umgebenden, weiten steinigen Wüstengebieten. Je stärker der jahreszeitliche Wechsel zwischen Trocken- und Regenzeit ist, desto krasser ist die Gegensätzlichkeit und damit der Widerstand der Ausbreitungsschranken, welche einer Abwanderungstendenz entgegenstehen. Der innere Populationsdruck kann erst dann den Ring, den der umgebende, artfremde Lebensraum bildet, sprengen, wenn die Bevölkerungsdichte bis zu dem Grad angestiegen ist, daß der mit zunehmender Überbesetzung

ständig sinkende Lebensstandard dem der Umgebung gleichwertig ist. Vorher ist eine Abwanderung unmöglich.

Für die Arterhaltung ist es bedeutungslos, daß bei einer explosiven Abwanderung die Tiere meist ohne Nachkommen bleiben und früher oder später zu Grunde gehen. Die weitere ökologische Valenz der Jungtiere ermöglicht oft deren Abwandern, während die Alten dableiben. Vielerorts bleiben auf diese Weise durch einen steten oder periodischen Abfluß der überzähligen Individuen die Verhältnisse mehr oder weniger tragbar, oft sogar konstant, und es kommt unter solchen Bedingungen nie zu einer Überbevölkerung.

Wenn wir jetzt auf die anfangs gestellte Frage zurückkommen, warum es mancherorts trotz günstiger Lebensbedingungen nie zu einem Massenauftreten kommt, so lautet die Antwort, daß dies dann nicht möglich ist, sobald das Fortpflanzungsbiotop von einem Raum umgeben ist, der ohne erheblichen Druck überzählige Tiere aufnimmt, die in diesem nicht zur Vermehrung kommen.

Beispiele für diese Zusammenhänge ließen sich in Mexico besonders eindeutig und oft erkennen. Im tropischen Feucht- und Nebelwald fällt die Konzentration von Kleinnagern auf engstem Raume, den von mir mit „Sonnenflecken" bezeichneten Stellen, besonders auf. Kennt man ihre Bedeutung nicht, so kann es einem ergehen, wie B. Patterson und Boll (1938), die im Urwald von Panama innerhalb von $2^1/_2$ Monaten mit täglich 200—300 Fallen nur 141 Kleinnager fingen. In der Sierra Madre de Chiapas waren diese bevorzugten Plätze dort, wo ein Urwaldriese gestürzt, eine Wegschneise durch den Wald geschlagen oder der Fluß eine Stelle offenhielt, und hierdurch die Sonne den Boden bestrahlte. An solchen Orten konnte man öfter mit Massenansammlungen auch mehrerer Arten, wie Oaxaca-Mäusen (*Peromyscus oaxacensis* Merriam), Guatemala-Mäusen (*P. guatemalensis* Merriam), Mexico-Mäusen (*P. mexicanus saxatilis* Merriam) rechnen. Führte die Trapline (alle 4 Schritt eine Falle) durch einen solchen Sonnenfleck, der selten mehr als 300 m^2 groß war, so waren die Fallen mehrere Tage hindurch mit wenigen Ausnahmen besetzt. Diejenigen im anschließenden Wald blieben indessen unberührt. Die Biotop-Grenze ist in solchen Fällen scharf und augenfällig. Soweit der Lichteinfall reicht, bedeckt eine dichte Vegetation den Boden. Keine Maus überschreitet diese Linie auch nur um einen Meter, bevor nicht der Druck der Übervermehrung so weit gesteigert ist, daß der Umweltwiderstand gesprengt wird, und die Bevölkerung sich bis auf einige Zurückbleibende (Weibchen mit Jungen?) auf die Suche nach einem neuen Wohnplatz begibt. Durch einen solchen, meist explosionsartigen Massenausbruch, wird die Wahrscheinlichkeit gesteigert, daß mehrere Individuen gleichzeitig an einem bisher unbesiedelten Ort eintreffen, wo erst vor kurzem

ein Urwaldriese, alles mit sich reißend, zusammengebrochen ist. Die Wahrscheinlichkeit des Zusammentreffens von Geschlechtspartnern auf einem solchen kleinen Flecken im weiten Urwald wird vermehrt durch ein mehr oder weniger gerichtetes Wandern. Die örtlichen Verhältnisse der umgebenden Umwelt bestimmen weitgehend den einzuschlagenden Weg.

Gleiche Voraussetzungen unter völlig anderen Umweltsbedingungen herrschen im Petregal, den Lavafeldern in der Nähe der Hauptstadt Mexico. Die Flora und Fauna auf diesem etwa 20—30 Hektar großen Raum weicht in ihrer Zusammensetzung stark von der Umgebung ab. (Reiche 1922). Die hier typische Zwergmaus *(Baiomys taylori analogus* Osgood) und die Pinon-Maus *(Peromyscus truei gratus* Merriam) haben durch den krassen Gegensatz der Biozönosen der Umgebung: Maisfelder und Eichenwälder, erschwerte Ausweichmöglichkeiten, wodurch ein zeitweises Massenauftreten bedingt wird.

Betrachten wir unter den geschilderten Gesichtspunkten großzügig das Verhalten der Lemminge, so wird uns dieses verständlicher. Bei ihnen ist der Ablauf der Geschehnisse im großen Maßstab der gleiche wie innerhalb der Sonnenflecken des Urwaldes.

In der Kulturlandschaft gelten im Prinzip die gleichen Spielregeln wie unter natürlichen Bedingungen. Genau wie in Deutschland kommt es auch in den Tropen häufig zu Massenvermehrungen. So waren die Fallen an den Gras-Rändern der Haferfelder vom Rancho Cordoba (2800 m) Puebla von *Reithrodontomys megalotis saturatus* (Allen and Chapman) besetzt, während in den umgebenden Kiefernwäldern andere Arten gefangen wurden. Ähnlich wimmelten in den Amatenango (1500 m) Chiapas, die Grasböschungen am Rande der Maisfelder von *Reithrodontomys fulvescens chiapensis* (Howell), während sie in den Feldern selbst und in dem anschließenden Fichtenwald fehlten. Ihre ursprüngliche Heimat sind eingestreute Flecke mit dichtem Grasbewuchs im Laub- und Zypressenwald. Diese Beispiele, denen leicht noch weitere hinzugefügt werden könnten, sollen zeigen, daß in den Tropen die Kulturlandschaften ebenso wie bei uns ein bevorzugter Raum für Übervermehrung sind, wenn nur der durch den Anbau von Nutzpflanzen bedingte Gegensatz zur umgebenden Biozönose scharf genug ist.

Wenn Frank (1952 b) von der Erdmaus *(Microtus agrestis* L.) berichtet, daß Massenkalamitäten auf älteren, mit Gras bewachsenen Kahlschlägen inmitten des Waldes regelmäßig festzustellen sind, so mag auch hier einer der Gründe in der starken Gegensätzlichkeit des umgebenden Waldes liegen. Es wäre nicht uninteressant, festzustellen, ob der Zusammenbruch solcher Gradationen oft nicht darin besteht, daß der Populationsdruck

den umgebenden Biotopwiderstand sprengt und die Masse abwandert, um fast ausnahmslos in den nicht voll zusagenden neuen Lebensräumen umzukommen.

Einen eindringlichen Beleg für das vorher Gesagte erbringt Heinrich (1952). Ein Massenauftreten von Brandmäusen *(Apodemus agrarius Pall)* ist bisher nur bekannt aus dem Berliner Tiergarten und einem Park in Warschau. Die ökologische Valenz der Brandmäuse ist anscheinend weit und erlaubt ihnen allgemein, abzuwandern, bevor es zu einer Übervermehrung kommt. Im Häusermeer der Großstadt ist der Gegensatz des umgebenden Biotops so groß, daß ihnen die Möglichkeit genommen ist, auszuweichen[1]). Nicht selten werden die Unterschiede der einzelnen Biotoptypen den Uneingeweihten nur unerheblich erscheinen. Erst nach jahrelanger, intensiver täglicher Fallenarbeit dringt man in das Wesen der ökologischen Valenzen der einzelnen Arten so weit ein, daß Überraschungen immer seltener werden.

Ein wichtiger Faktor zur Regelung der Populationsdynamik ist die Art der Fortbewegung. Es ist kein Zufall, daß wir bei den erdgebundenen Säugetieren die Erscheinung der örtlichen Massenvermehrung ohne Ausweichmöglichkeiten weit öfter antreffen als bei Fischen oder Vögeln, welche ungeeignete Räume leichter überwinden können. Örtlich gebundenes starkes Schwanken der Bevölkerungsdichte ist daher aus Mexiko, außer von Säugern, nur von den schlechtfliegenden Wachteln bekannt. Bei den Baumwachteln*(Colinus virginianus* L.), welche die weiten semiariden Gebiete des Nordostens von Mexico bewohnen, läßt sich eine Bevölkerungsbewegung nachweisen. Diese Wachtel war bis zum Jahre 1940 ein wichtiger Exportartikel. Nach den Zollerklärungen wurden jährlich innerhalb von 4—6 Wochen 100 000—300 000 (tatsächlich wohl die doppelte Zahl) über Nuevo Laredo ausgeführt. Ihr Los war, in den Vereinigten Staaten von Jagdklubs erworben und lediglich zum Abschuß ausgesetzt

[1]) Anmerkung der Schriftleitung: Hierzu möchte ich die folgende, gleichfalls im Sinne des Verfassers zu deutende Beobachtung mitteilen: Im Sommer 1952 verbrachte ich 3 Tage auf einer Waldwiese des Kreises Schleiden/Eifel. Die mehrere Hektar große Wiese war auf allen Seiten von Fichtenwäldern (zum größten Teil halbwüchsigen Kulturen) eingefaßt und mehrere Kilometer vom nächsten offenen Biotop entfernt. Zwischen Wiese und Fichtenwald schaltete sich eine nur wenige Meter breite Gestrüppzone (einzelne Eichen mit Gebüsch, Brombeeren usw.) ein, die die Wiese also wie ein Ring säumte und gegen den Fichtenwald abschirmte. Auf der Wiese herrschte eine sehr starke Feldmauspopulation: ein Bau grenzte an den anderen und zahlreich ausgestellte Fallen ergaben 100⁰/₀ige Fänge. Den Gestrüppgürtel besiedelte nur die Erdmaus, gleichfalls im Massenvorkommen. In den Fichtenwäldern, beginnend unmittelbar am Rand der Gestrüppzone, trat allein die Rötelmaus auf. Die drei Arten vikariierten hier mit „messerscharfen" Grenzen. Die Population der Feldmaus war gewissermaßen doppelt eingeschlossen und konnte, wie es schien, diesen festen Ring ungünstiger Biotope und konkurrierender Arten nicht sprengen, gelangte daher in ihrem günstigen Biotop und Kleinareal zu einer außerordentlichen Massenvermehrung.

Nachschrift bei der Korrektur: Diese Massenvermehrung ist (im Herbst oder Winter?) völlig zusammengebrochen. Am 7. April 1953 suchte mein Sohn Jochen auf meinen Wunsch die erwähnte Waldwiese wiederum auf. Er fand die Baue verlassen und bemerkte keine Anzeichen von der Anwesenheit der Feldmäuse. 30 über Nacht ausgestellte Fallen blieben leer. Die Ursachen dieses Zusammenbruches sind nicht bekannt, aber jedenfalls kaum in Auswanderung oder Verfolgung (durch Raubvögel, Wiesel usw.) zu suchen. G.N.

zu werden. Da kaum ein Vogel den Winter überdauert, wurden Jahr für Jahr am gleichen Ort neue Vögel ausgesetzt.

In einem der Hauptfanggebiete bei Jaumave/Tamaulipas wurde mir von Fängern und Aufkäufern berichtet, daß die Zahl der abgelieferten Vögel jährlich starken Schwankungen unterworfen sei. Während es in der einen Fangperiode keine Schwierigkeiten macht, Zehntausende in die Netze zu treiben, gelingt es in einer anderen, trotz vermehrter Bemühungen, nur mit wenigen Tausenden. Ein schlechtes Jahr ist dann zu erwarten, wenn bei verspätetem Einsatz der Regenzeit die Brutperiode ganz ausfällt oder zur Schlüpfzeit die Niederschläge ausbleiben. Die Küken verdursten dann. Hingegen sind schwere Unwetter mit Hagelschlag allgemein nur von örtlicher, verheerender Bedeutung. Ich hatte Gelegenheit, die Bücher über das jeweilige Ausfuhrkontingent einzusehen. In diesen spiegelt sich das Auf und Ab der Wohndichte bei gleichbleibender Nachfrage deutlich wieder, ohne jedoch eine Periodizität erkennen zu lassen.

Das Ende einer fortschreitenden Besiedelungsdichte führen die verschiedensten Faktoren biotischen und abiotischen Charakters herbei. Häufig ist es unter natürlichen Verhältnissen die besprochene Durchbrechung der Biotopgrenzen unter dem Populationsdruck und eine Massenabwanderung. Seuchen können bei jeder Siedlungsdichte den Bestand bis auf ein Minimum zusammenschrumpfen lassen, wobei das Gefahrenmoment mit steigender Bevölkerungsdichte zunimmt. Mit einem Seuchenfall wurde ich in Cintalpa/Chiapas bekannt. Öfter sammelte ich dort, da dieses Dorf an einer Wegkreuzung liegt, an der ich nach 22stündiger Fahrt von meinem Wohnsitz rastete. Das Fangergebnis war dort stets gut. Im März 1949, als ich wieder einmal meine Fallen dort stellte, war ich überrascht, nur knapp 10% der sonst üblichen Ausbeute zu erhalten. Auf meine Nachfragen wurde mir mitgeteilt, daß seit etwa drei Monaten keine Hausmäuse und Dachratten, unter deren Massenauftreten ich zur Genüge gelitten hatte, mehr vorkämen. Da zahlreiche tote Tiere seinerzeit herumlagen, ist es wohl gewiß, daß eine Seuche den Gesamtbestand an Nagern empfindlich reduziert hatte.

Einen ganz anderen Ursachenkomplex hatte der starke Rückgang der Wohndichte in dem bereits erwähnten Petregal, in der Nähe der Hauptstadt Mexico. In diesen wasserlosen Lavafeldern sind die Kleinnager in den regenlosen Wintermonaten auf den nächtlichen Taufall angewiesen. Im Februar 1948 blieb dieser über eine Woche aus. Eine zu dieser Jahreszeit ungewöhnliche Wolkendecke glich die Tag- und Nachttemperaturen so weit einander an, daß die gegensätzliche Spanne, welche Vorbedingung für einen Taufall ist, nicht erreicht wurde. Versuche mit *Peromyscus truei* haben gezeigt, daß sie eine Durstzeit von 4—5 Tagen nicht überstehen. *Baiomys taylori* und *Peromyscus truei* verdursteten, während *Liomys*

irroratus, welche vermutlich resistenter sind, der Massenvernichtung nicht anheimfielen. Die Bedeutung des Taufalles für die Zusammensetzung der Flora und Fauna, ebenso wie für die Fortpflanzungszeit der Kleinnager in Mexico, wo weite Flächen des Landes ariden und semiariden Charakter haben, wird allgemein weit unterschätzt.

Entsprechende experimentelle Arbeiten, welche sich mit diesen Feldbeobachtungen befassen, bestätigen das Gesagte voll und ganz und haben gezeigt, daß Wasserbedarf und Biotopcharakter in engster Korrelation zueinander stehen (L. R. Dice 1922, R. M. Chew, 1951 und R. G. Lindeborg, 1952). Nicht nur der Wasserbedarf der einzelnen Gattungen ist sehr verschieden — *Microtus ochrogaster* um 56% höher als *Peromyscus leucopus* — sondern es herrscht selbst innerhalb einer Population eine bedeutende individuelle Variationsbreite, die bei einer Außentemperatur von 28° zwischen 3,19 und 1911 ccm/täglich liegen kann (R. M. Chew 1951). Übersteigt eine Wasserverknappung mithin einen bestimmten Grad, so setzt eine gerichtete Selektion ein, wie man sie sich schärfer in der freien Natur gar nicht vorstellen kann. In wenigen Generationen können Populationen entstehen, die ganz bestimmten örtlichen Anforderungen entsprechen. Ein Hinweis für diejenigen, welche Nagerplagen bekämpfen, daß die unterschiedlichen Erfolge ihrer Bemühungen sehr wohl im Genotypischen begründet sein können.

Im Zusammenhang mit der Feststellung, daß Arten mit verschiedenen Lebensanforderungen zur selben Zeit gleichgerichteten Bevölkerungsbewegungen unterworfen sind, sucht Frank (1952 a) nach übergeordneten Faktoren beim Mechanismus des Massenwechsels. Während Franz (1950) die Verfallserscheinung mutativ durch Inzucht erklärt (Degenerationstyp), führt Schwerdtfeger (1941) den Massenwechsel der Insekten auf eine unübersehbare Vielfaltigkeit der populationsdynamischen Faktoren, endogener — wie weit durch äußere Umstände hervorgerufen, ist ungewiß — und exogener Natur zurück. Nach meinen in Mexico gesammelten Erfahrungen möchte ich mich für die Säugetiere und Vögel der Auffassung von Schwerdtfeger anschließen.

Zurückschauend können wir feststellen, daß es uns in einigen Fällen möglich war, die Faktoren zu analysieren, welche die gesamte Nagetierpopulation (Seuche Cintalpa) vernichteten oder infolge verschiedener Lebensansprüche nur eine Artenauslese (ausbleibender Taufall Petregal D. F.) verursachten. Auch die Abhängigkeit der Baumwachtelpopulation vom Regenfall zur Schlüpfzeit in den einzelnen Jahren gilt am gleichen Ort ebenso für die Schuppenwachteln (*Callipepla squamata* Vig.). Nur ihre, dem Jäger unerwünschte, Eigenschaft, beim Herankommen nicht aufzufliegen, bewirkt, daß sie in den Statistiken nicht erscheint.

Schließlich noch eine Bemerkung zur Periodizität des Massenwechsels. Immer wieder wird versucht, eine Gesetzmäßigkeit der Zyklenlänge und damit einen Rhythmus zu konstruieren (Elton and Nicholson 1942, Rowan 1948, Siiwonen 1948). Hierbei wird vergessen, daß mit dem Begriff Rhythmus eine regelmäßige Wiederkehr gleichartiger Zustände verbunden ist. Kendeigh (1933), Palmgren (1949) und Kalela (1951) haben nachgewiesen, daß die Zeitspannen zwischen den Gipfelabständen in dem von ihnen untersuchten Material ungleich sind. Von einer allgemeingültigen Regelmäßigkeit kann nicht gesprochen werden. Die übliche Berechnung von Mittelwerten ist irreführend und nach meiner Auffassung wertlos, vor allem, wenn genaue Angaben über das zugrundeliegende Material verschwiegen werden. Wollen wir den Fragenkomplex einer Lösung näherbringen, so wird dies nie durch zahlenmäßige Berechnung und Spekulationen gelingen, sondern durch ökologische Freilandarbeit und Experimentalforschung. Über die hierbei anzuwendenden Arbeitsmethoden können wir viel bei den deutschen Forstentomologen lernen, wobei nicht verkannt wird, daß die Verhältnisse bei den Nagetierkalamitäten teilweise anders gelagert sind.

Das Ei des Kolumbus in bezug auf den Massenwechsel glaubt als letzter Stein (1952) gefunden zu haben. Ich möchte nicht so anspruchsvoll sein, sondern lediglich dazu beitragen, durch neues Tatsachenmaterial das Fundament dieses reizvollen Problems weiter auszubauen.

Zusammenfasssung

An Beispielen aus den Tropen werden die Ursachen des Bevölkerungsdruckes, der Zusammenbruch von Populationen und die Bedeutung der Art der Fortbewegung für das Gesamtproblem untersucht.

Bei überraschend einsetzenden, ungünstigen Lebensumständen konnten in Mexico bis über 50% der trächtigen Weibchen Embryonen im Resorptionszustand enthalten. Die Zeugungskraft hängt von den jeweiligen Lebensbedingungen ab.

Der Anteil der das Zeugungsalter erreichenden Tiere, die nicht zur Fortpflanzung kommen, wird durch Umwelteinflüsse bestimmt.

Eine überdurchschnittliche Vermehrungsenergie beschleunigt eine anomale Vermehrung, ist aber nicht Voraussetzung, wie G. H. W. Stein annimmt. Bedeutende Schwankungen der Wohndichte finden wir auch bei Arten mit nur zwei Jungen jährlich. Die Frage, warum mancherorts unter optimalen Bedingungen nur geringe Besiedelungsschwankungen bekannt sind, wird untersucht.

Die Stärke des Populationsdruckes wird bestimmt durch den Widerstand, welchen der Lebensraum, der den arteigenen umgibt, der ökologischen Valenz des Tieres entgegenstellt.

Der Zusammenbruch von Massenansammlungen wurde beobachtet durch ein Durchbrechen des Ringes, den das umgebende, artfremde Biotop bildet, Seuchen (ein Beispiel) und Verdursten durch Ausbleiben von Taufall oder Regen.

Die Bedeutung der Art der Fortbewegung für die Massenvermehrung wird an dem Beispiel der Wachteln besprochen, bei denen nachweisbar in Mexico eine starke Populatiosdynamik vorhanden ist.

Ein „Rhythmus" des Massenwechsels wird nicht erkannt. Die Wiederkehr gleichartiger Zustände hängt von zufälligen Konstellationen von Umweltfaktoren ab, die in einer gewissen Regelmäßigkeit immer wieder zu erwarten sind.

Schrifttum

1. Aldrich, John, W. and Bele, B. P. (1937): The Birds and Mammals of the Western Slope of the Azuero Peninsula. Scient. Publ. of the Cleveland Mus. of Nat. Hist. Vol. 7.

2. Alexander, W. B. (1951): The Index of Heron Population 1950. British Birds Vol. 44 und frühere Jahresveröffentlichungen unter gleichem Titel.

3. Bodenheimer, F. S. (1938): Problems of Animal Ecology.

4. Calhoun, J. B. (1949): A method for self-control of population growth among mammals living in the wild. Science, Vol. 109.

5. Chew, R. M. (1951): The Water Exchanges of Some Small Mammals. Ecological Monographs Vol. 21.

6. Clark, Andrew Hill (1949): The Invasion of New Zealand by People, Plants and Animals. The South Island.

7. Dice, L. R. (1922): Some factors affecting the distribution of the prairie vole, forest deer mouse and prairie deer mouse. Ecology Vol. 3.

8. Dotterweich, H (1940): Das Biol. Gleichgewicht und seine Bedeutung für die Hauptprobleme der Biologie.

9. Elton, Ch. and Nicholson, Mary (1942): The ten-year cycle in numbers of the Lynx in Canada. Journ. Anim. Ecology Vol. 11.

10. Frank, Fritz (1952 a): Sind Misteldrossel-Ausbreitung und Feldmausmassenwechsel gleichartige Erscheinungen? Journ. für Ornithologie Bd. 93.

— (1952 b): Umfang, Ursachen und Bekämpfungsmöglichkeiten der Mäusefraßschäden in Forstkulturen. Nachrichtenblatt des deutschen Pflanzenschutzdienstes Bd. 4.

11. Franz, J. (1950): Zyklische Massenvermehrung bei Vögeln und Kleinsäugern. Die Vogelwarte Bd. 15.

12. Heinrich, Gerd (1952): Zur Ökologie und Verbreitung der Brandmaus (Apodemus agrarius Pall) Bonner Zoolog. Beiträge, Jahrg. 3.

13. Hoesch, W. (1934): Nester und Gelege aus dem Damaraland I. Journ. f. Ornith. Bd. 82.

— (1936): Nester und Gelege aus dem Damaraland II. Journ. f. Ornith. Bd. 84.

— (1952): Beobachtungen aus dem Kaoko-Veld in Südwest-Afrika. Journ. f. Ornith. Bd. 93.

14. Hooper, Emmet T. (1947): Notes on Mexican Mammals. Journ. of Mammalogy Vol. 28.

15. Kalela, Olavi (1951): Einige Konsequenzen aus der regionalen Intensitätsvariation im Massenwechsel der Säugetiere und Vögel. Annales Zoologici Societatis Zoologicae Botanicae Fennicae, Vanamo. Tome 14.

16. Kendeigh, S. Ch. (1933): Abundance and Conservation of the Bob-White in Ohio. The Ohio Journ. of Science Vol. 33.

— (1934): The rôle of Environment in the Life of Birds. Ecolog. Monographs Vol. 4.

17. Kendeigh, S. Ch. and Baldwin, S. Prentiss (1937): Factors affecting yearly Abundance of Passerine Birds. Ecolog. Monographs Vol. 7.

18. Lack, David (1947): The Significance of Clutch-size. The Ibis Bd. 89.

19. Lindeborg, R. G. (1952): Water Requirements of Certain Rodents From Xeric and Mesic Habitats. Contributions from the Laboratory of Vertebrate Biology, Nr. 58.

20. Niethammer, G. (1945—1950): Tiergeographie. Fortschritte der Zoologie Bd. 9.

21. Palmgren, P. (1949): Some remarks on the short-term fluctuations in the numbers of northern birds and mammals. Oikos Vol. 1.

22. Pedersen, Alwin (1930): Der Scoresbysund.

23. Reiche, Karl (1922): Die Vegetationsverhältnisse in der Umgebung der Hauptstadt von Mexiko. Beiblatt zu den Bot. Jahrb. Nr. 129.

24. Rowan, William (1948): The Ten-Year Cycle. Department of Extension, Univ. of Alberta Edmonton, Alberta/Canada.

25. Serventy, D. L. and Whittel, H. M. (1948): A Handbook of the Birds of Western Australia.

26. Siivonen, L. (1948): Structure of short-cyclic fluctuations in numbers of the northern hemisphere. Papers on Game-Research Vol. 1 (nicht im Original eingesehen).

27. Schwerdtfeger, F. (1941): Über die Ursachen des Massenwechsels der Insekten. Zeitschrift f. angewandte Entomologie Bd. 28.

28. Stein, Georg H. W. (1952): Über die Massenvermehrung und Massenzusammenbruch bei der Feldmaus. Populationsanalytische Untersuchungen an deutschen Kleinsäugern. Zool. Jahrbücher Abt. f. Syst. Ökologie u. Geographie d. Tiere Bd. 81.

29. Wagner, H.-O. und Stresemann, E. (1950): Über die Beziehungen zwischen Brutzeit und Ökologie mexikanischer Vögel. Zool. Jahrb. Abt. f. Syst., Bd. 79.

Anschrift des Verfassers: Dr. H. O. WAGNER, Bremen, Übersee-Museum.